Vestnik zoologii, **41**(4): 291—304, 2007

УДК 594.38(477)

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ РОДА *VESTIA* (GASTROPODA, PULMONATA, CLAUSILIIDAE) В УКРАИНЕ

А. А. Байдашников

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Принято 2 июня 2006

Внутривидовая изменчивость видов рода *Vestia* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) в Украине. Байдашников А. А. — Обсуждается изменчивость высоты и ширины раковины, количества ребер в 1 мм предпоследнего и одного верхнего оборота, количества оборотов и соотношения высота/ширина раковины *Vestia turgida* (Rossmässler, 1836), *V. gulo* (Bielz, 1859) и *V. elata* (Rossmässler, 1836). Проанализировано влияние наличия и отсутствия скальных пород в лесных биотопах (биотопический фактор), а также лесных условий обитания на территории от Украинских Карпат до Подольской возвышенности (территориальный фактор) на параметры раковины. Самым изменчивым видом является *V. turgida,* а *V. gulo* имеет минимальную вариабельность. Степень их изменчивости объясняется межвидовыми отличиями обитания и строением раковины. Биометрический анализ подтверждает подвидовой ранг *V. turgida procera*. Меньшее количество оборотов и соотношение высота/ширина раковины в диапазоне изменчивости обсуждаемых трех видов, чем у некоторых обитающих совместно с ними представителей других родов, объясняется отличием строения раковины рода *Vestia*.

Ключевые слова: изменчивость, параметры раковины, Clausiliidae, *Vestia*, Украина.

The Intraspecific Variability of the Species of Genus *Vestia* (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) in Ukraine. Baidashnikov A. A. — Variability of the following indices in *V. turgida* (Rossmassler, 1836), *V. gulo* (Bielz, 1859) and *V. elat*a (Rossmässler, 1836) is discussed: height and width of the shell, number of ribs per 1 mm in the penultimate and tip whorls, number of whorls in the shell, index of shell height/shell width. The influence of the presence or absence of rocks in the forests, or the biotopic factor, and the conditions of the forests in the area from Ukraine Carpathians to the Podolian Height, or the territorial factor, in the variability of these parameters is analyzed. The most variable species is *V. turgida. V. gulo* has the minimal variability. The degree of the intraspecific variability is explained by the interspecific difference of the shell structure and peculiarities of habitats. The biometric analysis confirms the subspecies rank of *V. turgida procera*. The shell structure in genus Vestia is suggested to explain the lowest values of the studied parameters (the whorl amount of the shell, the shell height/shell width ratio) than in sympatric representatives of other genera.

Key words: variability, shell parameters, Clausiliidae, *Vestia,* Ukraine.

Введение

Рассматриваемые в данной работе *Vestia turgida* (Rossmässler, 1836), *V. gulo* (Bielz, 1859) и *V. elata* (Rossmässler, 1836) не исчерпывают видовой состав рода *Vestia* Hesse, 1916 (Nordsieck, 1979), но являются единственными его представителями на территории Украины. Эти 3 вида, судя по сведениям предшествующего периода (Лихарев, 1962; Grossu, 1981; Kerney et al., 1983), известны из Карпат и лишь изредка с Подольской возвышенности, хотя видовые определения XIX в. из некоторых пунктов территории Украины оказались ошибочными при проверке музейных коллекций (Лихарев, 1962; Сверлова, 2004). В последнее время рассматриваемые виды обнаружены во многих пунктах Подольской возвышенности (Байдашников, 1996, 2000, 2002), что отодвинуло известный рубеж их ареала почти на 250 км к востоку от Карпат (при ширине дуги Восточных Карпат на Украине около 110—150 км). Сведения о видах рода *Vestia* (Лихарев, 1962; Grossu, 1981) нередко касаются внутривидовой изменчивости, ставшей достаточно доступной для изучения биометрическим путем с помощью компьютерных программ в последние десятилетия. К настоящему времени такое изучение этих видов проведено на территории сопредельной с Украиной (Abraszewska-

Kowalczyk et al., 1998; Sulikowska-Drozd, 2001). Изменчивость одного вида рода *Vestia* в Украинских Карпатах рассматривается на подвидовом уровне (Байдашников, 1989; Кантор и др., 2005), хотя не изучалась биометрическим путем. Недостаточность подобных исследований для территории Украины и многочисленные обнаружения видов рода *Vestia* на Подольской возвышенности послужили основанием для изучения их изменчивости в представленной работе. При этом использованы также данные проведенного ранее биометрического изучения строения раковины Clausiliidae и ее вариабельности у представителей других родов (Байдашников, 2003 а, б; 2005; 2006).

Материал и методы

Ограниченные биотопические и территориальные сведения в музейных коллекциях вынуждают использовать лишь материал, собранный автором (1985—1986, 1989—1992 и 2004 гг.). Пункты сбора отмечены на рисунке 1, а количество промеренных особей по каждому виду (N) – на рисунках 2—4. Внутривидовая изменчивость представителей рода *Vestia* констатируется по размеру раковины (ее высоте и ширине), скульптуре внешней поверхности (на основании количества остракальных ребер в 1 мм) предпоследнего и одного верхнего оборота, количеству оборотов и форме раковины (рис. 2—4). Ее форма у Clausiliidae обычно варьирует от широко- к узковеретеновидной (Байдашников, 2003 а)[1], что выражает увеличивающееся значение соотношения высота раковины / ширина раковины (ВР/ШР). Здесь ширина – это также ширина самого широкого предпоследнего оборота. Промеры количества оборотов, высоты и ширины раковины являются общепринятыми (Лихарев, 1962; Kerney et al., 1983). Количество ребер в 1 мм предпоследнего и одного верхнего (постэмбрионального) оборота промерены так же, как в предыдущей работе (Байдашников, 2006). Параметры (рис. 2—4), полученные на основании отмеченных промеров, позволяют судить о главных отличиях в строении раковины внутривидовых морф.

Промеры раковины обработаны дисперсионным, дискриминантным и корреляционным анализом в компьютерной программе Statistica. При этом использовано логарифмированное значение ВР/ШР. Однако диаграммы и статистические данные на рисунках 2—4 представляют нелогарифмированное значение этого отношения, поскольку соотношение высоты и ширины раковины легче воспринимается именно в таком виде. Однофакторные дисперсионные комплексы каждого вида строятся с помощью материала, собранного в лесных биотопах с наличием каменных субстратов и отсутствием таковых (градации биотопического фактора – В) либо в доминантных формациях и субформациях лесов (Андриенко и др., 1985)[2] на территории от Украинских Карпат до Подольской возвышенности (градации территориального фактора – Т). При этом орографическое деление Украинских Карпат (Атлас..., 1983) тоже использовано в градациях территориального фактора горной местности. Кроме того, его градации учитывают основное распространение еловых лесов, составляющих верхний лесной пояс (Андриенко и др., 1985), по наиболее высоким горным хребтам Украинских Карпат. Влияние наличия и отсутствия каменных субстратов (биотопического фактора) оценивается по материалу, собранному не только в Украинских Карпатах, но и на Подольской возвышенности, на которой нередко встречаются обнажения известняков (особенно на толтровой гряде)[3]. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (рис. 2—4) представляют критерий Фишера (F), уровень значимости (p) и показатель силы влияния фактора (η^2 в %) по Снедекору (Лакин, 1990).

Результаты и обсуждение

Результаты дисперсионного анализа показывают большее влияние биотопического фактора на количество оборотов и соотношение ВР/ШР и меньшее либо даже недостоверное на остальные параметры раковины (рис. 2—4). Виды рода *Vestia,* как и другие представители Clausiliidae, являются специализированными к перемещению по вертикальным и наклонным поверхностям, т. е. под углом 70—110°, с оптимальным углом 90° (Лихарев, 1962; Байдашников, 2003 а). Рассматриваемые виды – это не петробионты и даже не петрофилы, а петроксены, использующие вертикальные и наклонные поверхности низких древесных субстратов (обломки веток, пни, иногда поваленные деревья среди лиственной подстилки леса). Однако при поиске этих субстратов виды рода *Vestia*

[1] Веретеновидную форму раковины может скрывать слегка оттянутый последний оборот (особенно, за счет палатальной части устья), который создает впечатление башневидной формы в обычном положении раковины как рода *Vestia*, так и некоторых других родов (Байдашников, 2003 а).

[2] Виды рода *Vestia,* как и другие лесные моллюски, не приурочены к какой-либо одной формации или субформации лесов.

[3] Отсутствие каменных субстратов в некоторой местности не позволило построить двухфакторный дисперсионный комплекс для каждого вида.

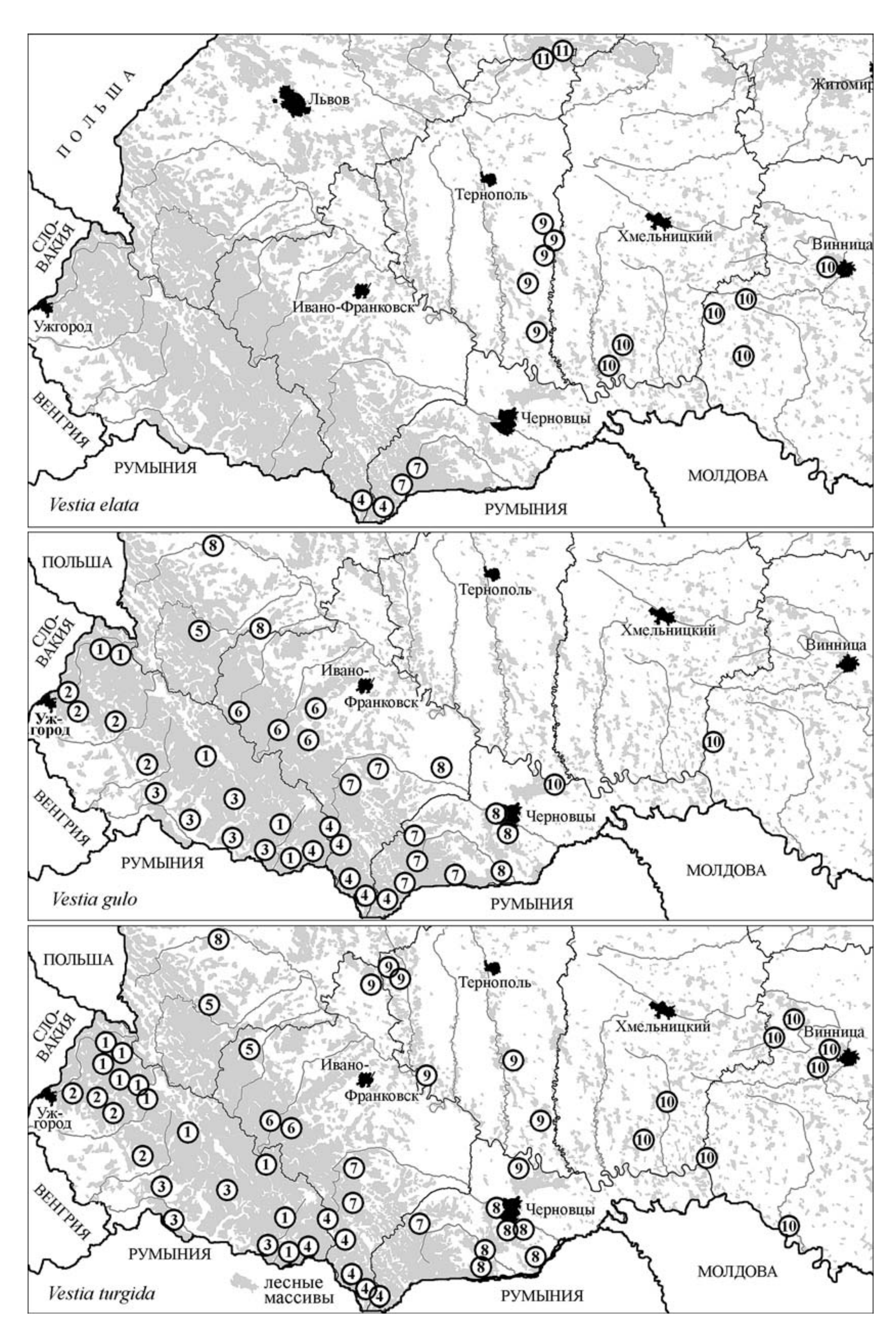


Рис. 1. Пункты сбора используемого материала (Т: 1—11 см. на рис. 2).
Fig. 1. Collection points of the analyzed material (T: 1—11 see on fig. 2).

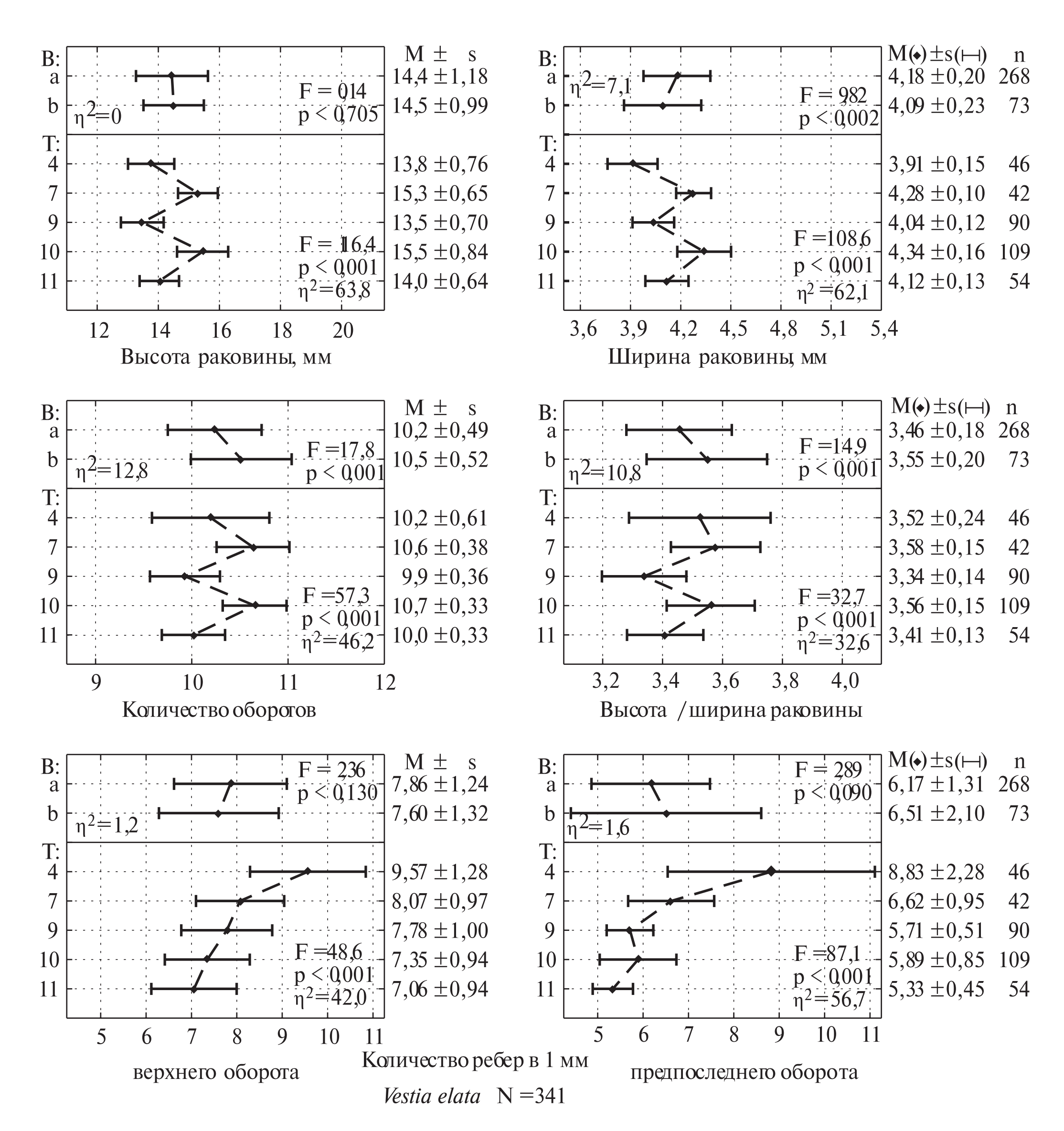


Рис. 2. Параметры раковины: (M – среднее значение; s – ± среднее квадратическое отклонение) и результаты однофакторного дисперсионного анализа (F – критерий Фишера, p – уровень значимости, η^2 – сила влияния фактора по Снедекору, %). B – градации биотопического фактора: a – скал нет, лес; b – скалы есть, лес. T – градации территориального фактора: 1 – пихтово-буковые и буковые леса Полонинско-Раховского хребта (Полонина Ровная, Боржава, Красна, Свидовец и Раховских гор); 2 - буковые леса Вулканического хребта (Маковица, Синяк и Верхний Дил); 3 – буковые леса горных склонов в окр. Верхнетисенской котловины (Хуст-Солотвинской), включая южную часть Вулканическо-го хребта (Гутинские горы) и отрогов массива Красна и Свидовец; 4 – еловые леса Черногоры, Рахов-ских и Чивчинских гор; 5 – елово-пихтово-буковые леса Восточных Бескид; 6 – елово-пихтово-буковые леса Горган и их восточных отрогов; 7 – елово-пихтово-буковые леса Покутско-Буковинских Карпат; 8 – дубовые леса Предкарпатья; 9 – грабово-дубовые леса в западной части Подольской возвышенности; 10 – грабово-дубовые леса в восточной части Подолии; 11 – грабово-дубовые леса в северо-западной части Подольской возвышенности (Кременецкий кряж). N – количество промеренных особей в дисперсионном комплексе (B или T), n – количество промеренных особей в градациях фактора (B или T).

Fig. 2. The shell parameters of: M – mean; s – ± standart deviation) and the results of one-way ANOVA (F – Fisher's criterion, p - level of significance, η^2 – relative variance components in percent). B – the gradations of biotope factor: a – rocks absent, forest; b – rocks present, forest. T – the gradations of territorial factor: 1 – the fir-beech and beech forests of the Poloninsko-Rakhivskyi Mountain Ridge; 2 – beech forest of the Vul-kanichnyi Ridge; 3 – beech forest of mountain declivities in vicinity of the Verhnetysenskoy (Hust-Solotvin) Hollow, including the southern part of the Vulkanichnyi Ridge (Hutinski Hory) and spur of the array Krasna and Svidovets; 4 – spruce woods of the Chornohora, Rahiv and Chivchin Hory; 5 – the spruce-fir-beech woods (Piceeto-Abieto-Fageta) of the Eastern Beskid; 6 – the spruce-fir-beech woods of Gorgany and their eastern spurs; 7 – the spruce-fir-beech woods of Pokuttia-Bukovina Carpathians; 8 – the oak woods of the Pre-Carpathian area; 9 – the hornbeam-oak woods in west part of the Podolian Height; 10 – the hornbeam-oak woods in east part of the Podolian Height; 11 – the hornbeam-oak woods in northwest part of the Podolian Height. N – the amount of measured specimens in complex of ANOVA (B or T), n – the amount of measured specimens in gradations of factor (B or T).

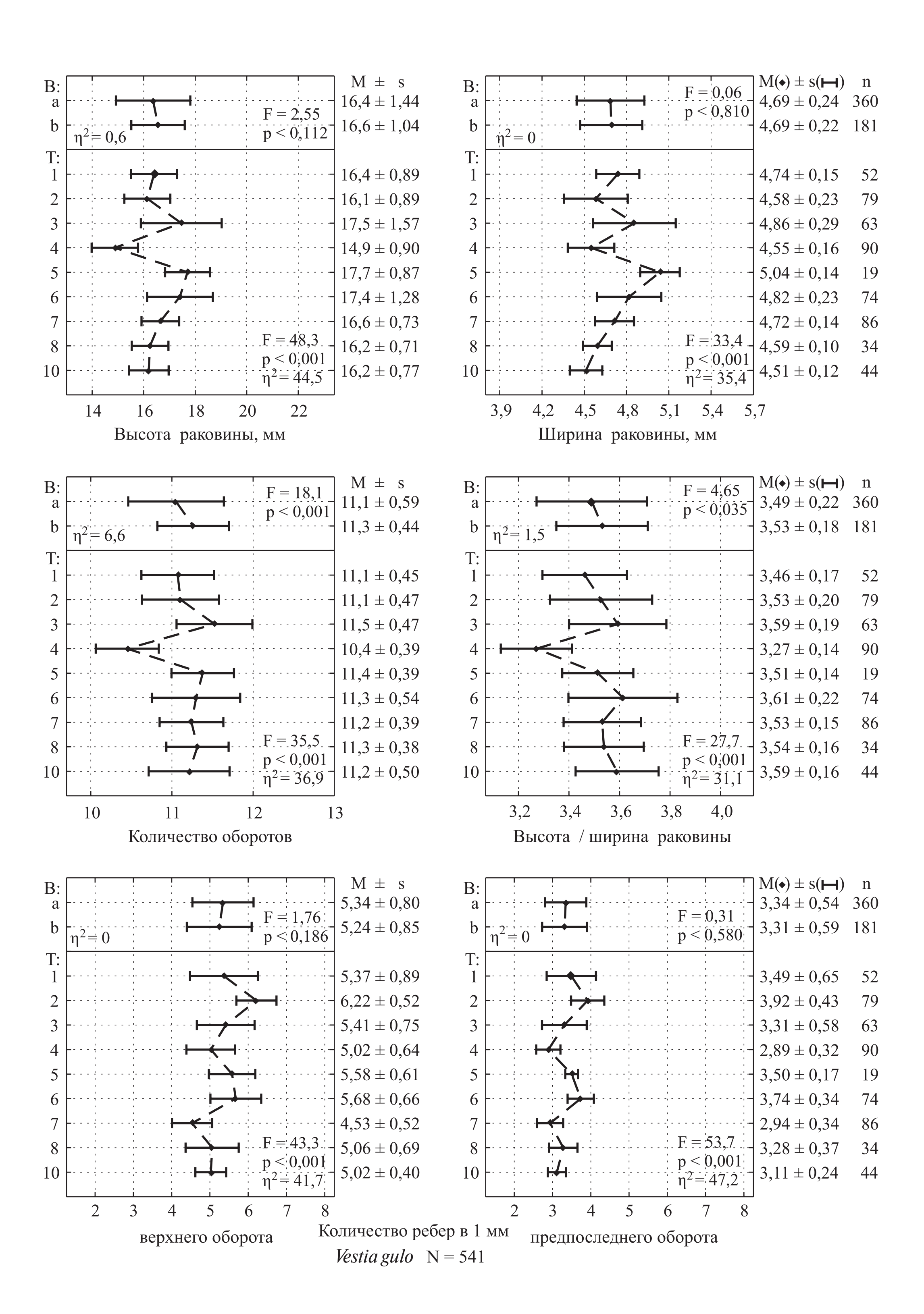


Рис. 3. Обозначения см. на рисунке 2.

Fig. 3. The notations see on figure 2.

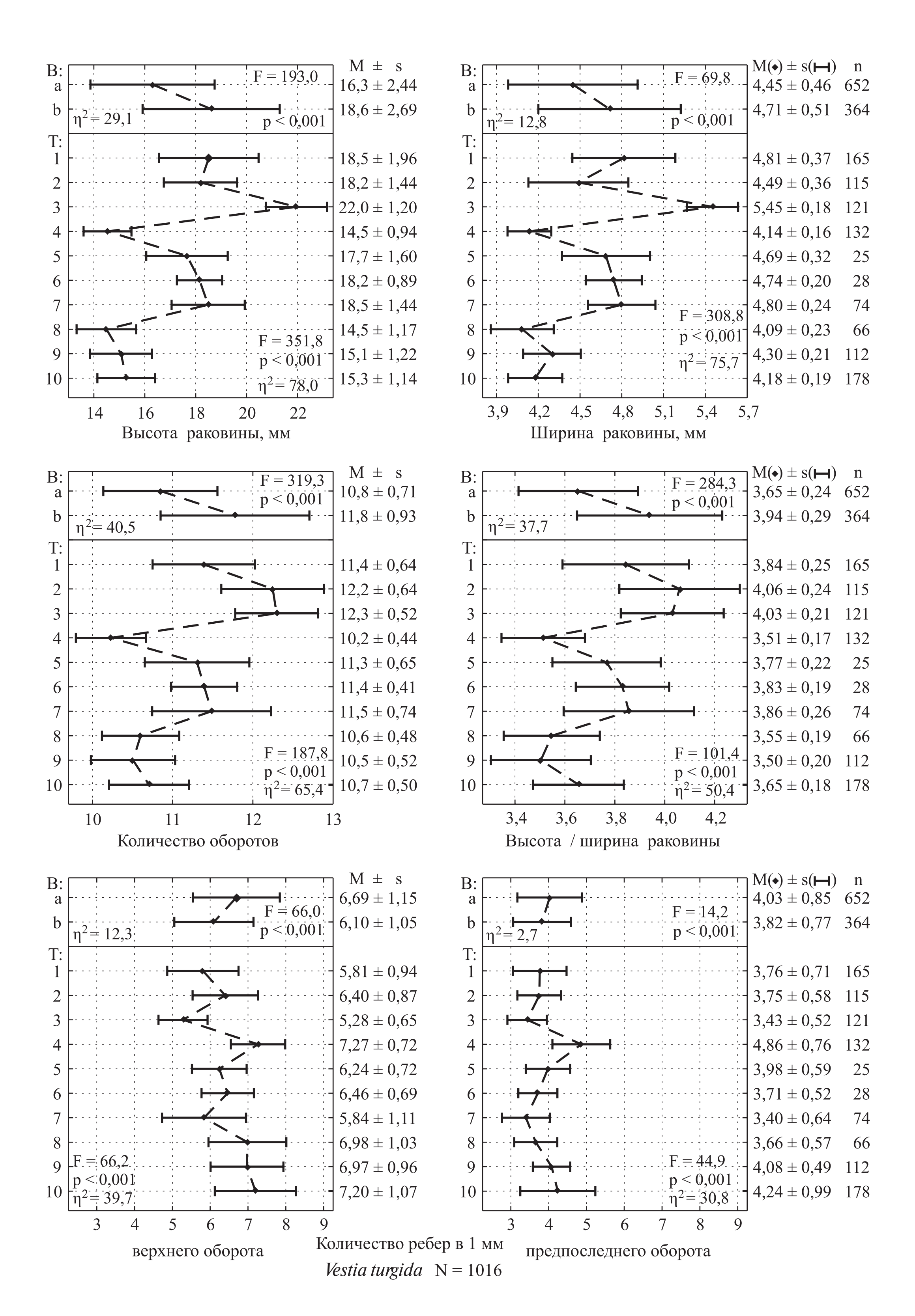


Рис. 4. Обозначения см. на рисунке 2.

Fig. 4. The notations see on figure 2.

вынуждены перемещаться также по многочисленным камням. Скальный рельеф местности создает множество вертикальных и наклонных поверхностей, дополнительных к подобным поверхностям древесных субстратов. Судя по влиянию биотопического фактора (рис. 2—4), наличие камней способствует селективному преимуществу особей, главным образом, с большим количеством оборотов и значением соотношения ВР/ШР (т. е. с более многооборотной раковиной и узковеретеновидной формой), чем в биотопах, полностью лишенных камней. Вместе с тем, чем больше эти два параметра, тем труднее перемещение клаузилиид с многооборотной раковиной и узковеретеновидной ее формой по горизонтальным поверхностям при поиске древесных субстратов. Поэтому биотопы, полностью лишенные камней, способствуют селективному преимуществу особей с меньшим количеством оборотов и значением соотношения ВР/ШР (т. е. с более малооборотной раковиной и широко-веретеновидной формой), чем биотопы с наличием камней. Рассматриваемые виды отличаются влиянием биотопического фактора, большим у *V. elata* и, особенно, *V. turgida* по сравнению с *V. gulo* (рис. 2—4). Дело в том, что эвритопные виды *V. elata* и *V. turgida* населяют разные участки лесов, а стенотопный вид *V. gulo* обитает лишь по берегам ручьев и рек или на заболоченных участках леса в оврагах. Подобное отличие третьего вида отмечено также другими исследованиями (Лихарев, 1962; Kerney et al., 1983; Sulikowska-Drozd, 2005). Поэтому большее влияние биотопического фактора на количество оборотов и соотношение ВР/ШР у *V. elata* и *V. turgida* согласуется с тем, что эти эвритопные виды населяют лесные участки с более разнообразными вертикальными и наклонными поверхностями субстратов (каменных и древесных), чем стенотопный вид *V. gulo*.

Распространение лесных моллюсков связано с флористическим составом лесов (Байдашников, 1985), зависящим от климата, эдафических особенностей и рельефа местности на территории как Украинских Карпат, так и от Карпат до Подольской возвышенности (Андриенко и др., 1985). Особенности климата обусловливают рост раковины (как и величину ее параметров) из-за максимальной активности наземных моллюсков при умеренной температуре (16—20°C) и высокой влажности воздуха (более 90%). Поэтому изменчивость раковины анализируется также с помощью дисперсионного комплекса территориального фактора, градации которого (рис. 2—4) приходятся на часть Украины со значительным разнообразием лесных формаций (Андриенко и др., 1985) и климата (Бабиченко и др., 1984). Результаты дисперсионного анализа (рис. 2—4) показывают, что территориальный фактор достоверно влияет на все параметры раковины трех видов. Судя по минимальным параметрам (кроме количества ребер в 1 мм), наименее благоприятные условия для роста раковины складываются в ельниках Карпат и широколиственных лесах Предкарпатья и Подольской возвышенности (рис. 2—4). Дело в том, что ельники имеют бедный флористический состав (Андриенко и др., 1985) и хвойную подстилку, менее пригодную для обитания наземных моллюсков, чем в широколиственных лесах (Байдашников, 1985). Кроме того, ельники произрастают в горной местности, хотя и с влажным климатом, но на высотах с более коротким вегетационным периодом, чем в нижнем лесном поясе из буковых и хвойно-буковых лесов (Андриенко и др., 1985; Бабиченко и др., 1984). Минимальные параметры раковины *V. elata* и *V. turgida* в широколиственных лесах Подольской возвышенности (рис. 2, 4) связаны с менее влажным климатом, чем в Карпатах (Бабиченко и др., 1984). На это указывает то, что эвритопные в Карпатах виды *V. elata* и *V. turgida* становятся стенотопными на Подольской возвышенности, на которой они встречаются лишь в условиях более влажного микроклимата нижней части склонов холмов и оврагов, чем на возвышенных участках рельефа местности. Однако на

Подольской возвышенности *V. turgida* и *V. elata* являются менее стенотопными видами, чем *V. gulo*. Третий вид населяет лишь днища глубоких подольских оврагов с протекающими ручьями, где образуется весьма стабильный микроклимат за счет наличия воды и сосредоточения прохладного и влажного воздуха в низинах рельефа местности в период вегетации (Байдашников, 2000). Вид *V. gulo* встречается на Подольской возвышенности, хотя и значительно реже по сравнению с *V. elata* и *V. turgida* (рис. 1), но в условиях, едва отличающихся от карпатских оврагов. Поэтому меньшее влияние территориального фактора на параметры раковины (кроме количества ребер в 1 мм) у стенотопного вида *V. gulo* (рис. 3) связано с его обитанием при более стабильном микроклимате, чем эвритопных видов *V. elata* и *V. turgida* (рис. 2, 4).

Параметры раковины *V. elata* и *V. turgida* (кроме количества ребер в 1 мм) в градациях территориального фактора, несмотря на эвритопность обоих видов, сближаются лишь в восточной части Подольской возвышенности (рис. 2, 4), где проходит рубеж распространения этих двух видов на восток. При этом размер раковины *V. elata* (ее высота и ширина) в восточной части Подолии, в отличие от такового в западной и северо-западной ее части, оказывается максимальным на территории от Украинских Карпат до Подольской возвышенности (рис. 2). В предыдущей работе (Байдашников, 2005) обсуждалась изменчивость *Bulgarica cana* (Held, 1836), связанная с приспособлением к обитанию вблизи рубежа видового ареала за счет максимума высоты раковины и количества оборотов при минимальном значении ВР/ШР. Аналогичной адаптацией в восточной части Подольской возвышенности служит максимальный размер раковины *V. elata,* поскольку виды рода *Vestia* отличаются меньшим количеством оборотов и значением ВР/ШР от *B. cana* (см. дальше). Размер раковины *V. turgida,* близкий к таковому *V. elata* в восточной части Подолии, играет такую же адаптивную роль, хотя здесь является одним из самых низких у этого вида. Однако *V. turgida* отличается от *V. elata,* как правило, большим ее размером в Украинских Карпатах (рис. 2, 4).

Высота раковины, количество оборотов и соотношение ВР/ШР, наиболее коррелирующие между собой у рассматриваемых видов ($r = 0{,}76$—$0{,}89$, $p < 0{,}05$), изменяются почти согласованно в градациях биотопического и, особенно, территориального фактора (рис. 2—4). Однако эти три параметра коррелируют иначе с количеством ребер в 1 мм верхнего и предпоследнего оборота, причем больше у *V. turgida* [$r = (—0{,}69) - (—0{,}35)$, $p < 0{,}05$] по сравнению с *V. elata* и *V. gulo* [$r = (—0{,}24) - (0{,}22)$, $p < 0{,}05$][4]. Поэтому большая высота раковины, количество оборотов и значение соотношения ВР/ШР соответствуют меньшему количеству ребер в 1 мм в градациях обоих факторов лишь у *V. turgida* (рис. 4). Частная корреляция их количества в 1 мм предпоследнего оборота с шириной раковины (при постоянной высоте раковины) оказывается, хотя и небольшой, но достоверной у всех трех рассматриваемых видов [$R = (—0{,}34) - (—0{,}09)$, $p < 0{,}05$]. Поэтому из корреляционного анализа следует, что количество ребер в 1 мм слегка уменьшается по мере сужения раковины и частично обусловливается ее строением, связанным с изменением остальных параметров. Подобная обусловленность наблюдается также у представителей других родов, вследствие роли ребер в прочности раковины (Байдашников, 2005; 2006). Эта роль лучше проявляется в случае биотопического фактора, влияющего достоверно на количество ребер в 1 мм и больше также на остальные параметры *V. turgida* (рис. 4), чем *V. elata* и *V. gulo* (рис. 2, 3). Однако ребра играют одновременно роль в проч-

[4] С недостоверной корреляцией между количеством ребер в 1 мм и высотой раковины *V. elata* и *V. gulo*.

ности и пассивной терморегуляции раковины (Байдашников, 2005, 2006). Вторая их роль зависит от влажности местообитаний, обусловленной климатическими отличиями на территории от Карпат до Подольской возвышенности. Поэтому влияние территориального фактора на количество ребер в 1 мм (рис. 2—4) связано, преимущественно, с пассивной терморегуляцией раковины. Количество ребер вокруг всего предпоследнего оборота раковины *V. turgida* увеличивается по мере роста высоты над уровнем моря (Sulikowska-Drozd, 2001), что согласуется с большим их количеством также в 1 мм для ельников Украинских Карпат (рис. 4), расположенных выше над уровнем моря по сравнению с лесами остальной территории. Максимум количества ребер в 1 мм наблюдается у раковины *V. elata* в еловых лесах Карпат (рис. 2). Поскольку количество выпадающих осадков возрастает с увеличением высоты горной местности (Бабиченко и др., 1984), пассивная терморегуляция раковины при большей влажности местообитаний уменьшается путем менее развитых ребер (менее высоких), но чаще расположенных как вокруг всего предпоследнего оборота раковины, так и в его 1 мм. За пределами горной местности количество ребер в 1 мм связано не только с отличиями климата, но также с более ограниченным обитанием *V. turgida* и *V. elata* в лесах Подольской возвышенности, чем Карпат (см. выше). Стенотопный вид *V. gulo,* обитающий при более постоянной влажности, обладает меньшим количеством ребер в 1 мм и диапазоном его изменчивости на территории от Карпат до Подольской возвышенности (рис. 3) по сравнению с эвритопными видами *V. elata* и *V. turgida* (рис. 2, 4). Однако межвидовое отличие их количества в 1 мм обусловлено особенностями не только обитания рассматриваемых видов, но и строения их раковины, связанного со степенью изменчивости ее высоты и ширины, количества оборотов и значения ВР/ШР (см. далее).

Вид *V. turgida* отличается от *V. elata* и *V. gulo* самым большим влиянием обоих факторов на параметры раковины (кроме количества ребер в 1 мм) и диапазоном их изменчивости (рис. 2—4). Размер раковины *V. turgida* (ее высота и ширина) особенно варьирует в градациях территориального фактора. Крупный размер и, следовательно, самые благоприятные условия для роста раковины известны в буковых лесах Карпат (рис. 4), но обусловлены не особенностями этих лесов,[5] а произрастанием бука только во влажном климате. Максимальный размер раковины *V. turgida* из окр. Верхнетисенской котловины (рис. 4) тоже связан с климатическими особенностями этой местности. Так, большее количество осадков выпадает на юго-западных склонах Украинских Карпат (в Закарпатской обл.) по сравнению с северо-восточными склонами (во Львовской, Ивано-Франковской и Черновицкой областях) и, кроме того, в восточной части Закарпатья по сравнению с западной его частью (Бабиченко и др., 1984). Однако активность вида *V. turgida,* обусловливающая рост его раковины, зависит как от влажности местообитаний, так и от длительности теплого периода года. Этот период является более продолжительным на юго-западных склонах Украинских Карпат по сравнению с северо-восточными склонами (Бабиченко и др., 1984). Длительность теплого периода года уменьшается с увеличением высоты над уровнем моря, но высота горных массивов в окр. Верхнетисенской котловины составляет менее 1000 м над уровнем моря (Атлас..., 1983), поэтому максимальный размер раковины *V. turgida* из окрестностей этой котловины согласуется с климатическими и орографическими особенностями данной местности. Вероятно, подобные особенности обусловливают близкий размер раковины этого вида (ее высота — 21 мм, ширина — 6 мм) на севере румынских Восточных

---

[5] Буковые леса являются более благоприятными для обитания наземных моллюсков по сравнению с хвойными, но менее благоприятными по сравнению с другими широколиственными лесами (Байдашников, 1985).

Карпат — в горах Циблеш (Grossu, 1981), расположенных по соседству с окр. Верхнетисенской котловины в Закарпатской обл. Украины.

Размер раковины *V. turgida* на небольшой части Восточных Карпат (из окр. Верхнетисенской котловины Закарпатской обл. Украины и прилегающего севера Румынии) является максимальным для всего ареала вида (Grossu, 1981; Kerney et al., 1983; Sulikowska-Drozd, 2001) и приближается к отличительному признаку *V. turgida procera* (Bielz, 1853), описанному именно по крупной раковине (ее высота 20—22 мм, ширина 4,5—5,0 мм) из северной Трансильвании (Лихарев, 1962). Подвид *V. turgida procera* ранее упоминался для Украинских Карпат (Байдашников, 1989; Кантор и др., 2005), хотя не имел достаточного подтверждения биометрическим методом. Полученные данные свидетельствуют, что высота и ширина раковины среди особей 3-й градации территориального фактора (рис. 4) не только приближаются к отличительному признаку *V. turgida procera,* но и достаточно дискриминируются для подвида (табл. 1). Поэтому высота и ширина раковины *V. turgida* в остальных градациях территориального фактора (1—2 и 4—11) соответствует номинативному подвиду (рис. 4). Другие параметры являются менее важными для подвидовой дифференциации не только из-за меньшего влияния на них территориального фактора, чем на высоту и ширину раковины. Дело в том, что среди этих параметров количество оборотов и значение ВР/ШР, судя по максимальному влиянию на них биотопического фактора (рис. 4), могут отличаться на территории не подвидового ареала, а в местности с преобладающим скальным или нескальным рельефом (см. выше). Так, внутривидовая форма *V. turgida elongata* упоминалась (Байдашников, 1989) из-за особей, собранных среди скальных субстратов Вулканического хребта и обладавших более многооборотной и узковеретеновидной раковиной, чем на остальной территории Украинских Карпат. Однако позднее выяснилось, что эти особи не отличались подобной раковиной в отсутствии скальных субстратов.

Параметры раковины *V. elata* и *V. gulo* (кроме количества ребер в 1 мм) на территории от Украинских Карпат до Подольской возвышенности (рис. 2, 3) изменяются недостаточно для подвидовой дифференциации и являются близкими за пределами Украины (Grossu, 1981; Kerney et al., 1983; Abraszewska-Kowalczyk et al., 1998). Минимальные и максимальные значения в промерах этих двух видов (Grossu, 1981; Kerney et al., 1983), не обработанные статистически, тоже

Таблица 1. Результаты дискриминантного анализа высоты и ширины раковины *Vestia turgida* (N = 1016) по градациям 1—10 территориального фактора (градации см. на рис. 1)

Table 1. The results of the discriminant analysis (the height and width of shell) between gradations 1—10 of the territorial factor of *Vestia turgida* (N = 1016) (see fig. 1 for gradations 1—10)

Градации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Расстояние Махаланобиса (Squared Mahalanobis Distances)										
1		2,44	7,42	9,31	0,41	0,09	0,01	9,96	6,59	7,00
2	2,44		14,1	7,78	2,29	2,00	2,22	7,65	6,78	4,79
3	7,42	14,1		33,3	11,2	9,14	7,66	34,6	27,6	28,8
4	9,31	7,78	33,3		5,86	7,59	9,09	0,06	0,40	0,39
5	0,41	2,29	11,2	5,86		0,14	0,38	6,44	3,71	4,19
6	0,09	2,00	9,14	7,59	0,14		0,07	8,17	5,22	5,50
7	0,01	2,22	7,66	9,09	0,38	0,07		9,71	6,45	6,76
8	9,96	7,65	34,6	0,06	6,44	8,17	9,71		0,74	0,34
9	6,59	6,78	27,6	0,40	3,71	5,22	6,45	0,74		0,67
10	7,00	4,79	28,8	0,39	4,19	5,50	6,76	0,34	0,67	
Процент правильной классификации (Percent Correct)										
	50,9	49,6	95,0	38,6	0,00	0,00	0,00	0,00	32,1	73,0

не отличаются от таковых у некоторых особей, собранных на Украине. Исключение составляет лишь минимальная высота и ширина раковины *V. elata* в Светокшиских горах Польши, где находится наиболее северо-западное пятно в ареале этого вида и, кроме того, за пределами основного его распространения в Карпатах. Минимальная высота и ширина раковины *V. elata* в Светокшиских горах объясняется изоляцией от карпатских популяций на мизерной территории этих гор, иными климатическими условиями по сравнению с Карпатами и наличием пород бедных соединениями кальция (Abraszewska-Kowalczyk et al., 1998).

Связь между эвритопностью *V. turgida* и самой большой изменчивостью высоты и ширины его раковины, количества оборотов и ВР/ШР выглядит убедительной по сравнению со стенотопным видом *V. gulo,* имеющим минимальную вариабельность этих параметров. Однако отмеченная связь оказывается противоречивой по сравнению с *V. elata,* тоже эвритопным видом, но при менее изменчивых тех же 4 параметрах, чем у *V. turgida* (рис. 2—4). Рассматриваемые виды отличаются не только особенностями обитания и степенью изменчивости указанных параметров, но и шириной верхних оборотов раковины (главным образом 2-го и 3-го от вершины) — самой узкой у *V. turgida* по сравнению с *V. gulo* и, особенно, *V. elata* (Лихарев, 1962). Чем уже эти обороты, тем менее массивная верхняя часть завитка, особенно необходимая для управления более многооборотной раковиной с помощью лопасти клаузилия, поскольку длина лопасти меньше (относительно высоты раковины) по мере большего количества оборотов раковины Clausiliidae (Байдашников, 2003 а). Поэтому именно наличие узких верхних оборотов и оттого меньшей массивности верхней части завитка связано с самым широким диапазоном изменчивости количества оборотов и, кроме того, с большим их количеством у *V. turgida* (рис. 4) по сравнению с *V. gulo* (рис. 3) и, особенно, *V. elata* (рис. 2). Эта связь является тесной вследствие того, что раковина рода *Vestia* обладает высоко заканчивающейся нижней пластинкой, ограничивающей длину лопасти клаузилия (см. дальше). Увеличение количества оборотов обязательно влечет за собой сужение формы раковины Clausiliidae (Байдашников, 2003 а). Поэтому *V. turgida* отличается также большим значением соотношения ВР/ШР и диапазоном его изменчивости (рис. 4), чем у *V. gulo* (рис. 3) и, особенно, *V. elata* (рис. 2). Массивность верхней части завитка зависит не только от ширины образующих ее оборотов, но и от размера раковины. Поэтому наличие узких верхних оборотов сопровождается изменчивостью *V. turgida* при большей высоте и ширине раковины (рис. 4), чем у *V. gulo* и, особенно, *V. elata* (рис. 2, 3). Таким образом, степень внутривидовой вариабельности согласуется с тесно связанными межвидовыми отличиями раковины. Ширина верхних оборотов является одним из этих отличий, а количество оборотов и соотношение ВР/ШР, высота и ширина раковины, большие у *V. turgida* по сравнению с *V. gulo* и, особенно, *V. elata*, — другим межвидовым отличием раковины.

Изменчивость параметров раковины *V. gulo,* судя по ширине верхних оборотов (средней между *V. turgida* и *V. elata*), следовало бы ожидать не самую меньшую, а чуть большую (как бы среднюю между таковой *V. turgida* и *V. elata*). Однако стенотопный вид *V. gulo* обитает в иных условиях, чем эвритопные виды *V. turgida* и *V. elata* (см. выше). Поэтому наименее изменчивые количество оборотов и соотношение ВР/ШР, высота и ширина раковины *V. gulo* связаны как с шириной верхних оборотов, так и с иными условиями обитания этого вида. Дело в том, что особенности обитания *V. gulo* способствуют его биотопической изоляции от *V. turgida* и *V. elata*. Последние два вида тоже встречаются обособленно друг от друга, но за счет отсутствия *V. elata* в Предкарпатье и на большей части Украинских Карпат. Однако эвритопность *V. turgida* и *V. elata* не препятствует тому, что они иногда встречаются в единых биотопах, как Украинских Карпат,

так и Подольской возвышенности. В таких немногих случаях *V. turgida* обычно населяет нижнюю часть склонов оврагов и их днища, а *V. elata* — верхнюю часть склонов оврагов. Такому распределению этих двух видов способствуют тоже верхние обороты раковины (самые узкие у *V. turgida* и широкие у *V. elata*), поскольку чем шире эти обороты, тем больше приспособление раковины Clausiliidae к менее благоприятным условиям обитания (Байдашников, 2003 б), т. е. больше у *V. elata* по сравнению с *V. turgida*. Следовательно, степень изменчивости трех рассматриваемых видов обусловлена межвидовыми отличиями обитания и строения раковины, способствующими биотопической и микробиотопической изоляции этих видов.

Особенность рода *Vestia* составляет, в первую очередь, диапазон внутривидовой изменчивости при меньшем количестве оборотов и значении соотношения ВР/ШР (рис. 2—4), чем у представителей других родов (особенно, *Laciniaria plicata* и *Bulgarica cana*), совместно обитающих с видами рода *Vestia* на территории от Украинских Карпат до Подольской возвышенности (Байдашников, 2005). Раковина упомянутых родов отличается таким элементом замыкательного аппарата, как нижняя пластинка. Она заканчивается у рода *Vestia* на париетальной стороне устья, т. е. выше, чем у других родов (на колумеллярной стороне). Эта пластинка, заканчивающаяся на париетальной стороне устья, обычно наблюдается у примитивных подсемейств Clausiliidae, но род *Vestia* относится к одному из самых продвинутых подсемейств — Baleinae (Nordsieck, 1979). Поэтому отличие нижней пластинки у рода *Vestia* представляет вторичное явление. Ее более высокое окончание (на париетальной стороне устья) обусловливает менее длинную лопасть клаузилия внутри последнего оборота, чем при низком окончании (на колумеллярной стороне). Увеличение количества оборотов непременно сопровождается сужением веретеновидной формы раковины и уменьшением длины лопасти клаузилия, но лишь до минимально необходимой ее длины — около 0,10—0,11 высоты раковины (Байдашников, 2003 а). Поэтому высоко заканчивающаяся нижняя пластинка (на париетальной стороне устья) у рода *Vestia* связана с наличием менее многооборотной раковины и ее более широковеретеновидной формы, чем у других представителей Baleinae[6]. Такое отличие раковины способствует тому, что виды рода *Vestia* занимают низкие субстраты среди лиственной подстилки леса и игнорируют древостой и большие поваленные деревья, используемые представителями других родов (в частности, *Laciniaria plicata* и *Bulgarica cana*). Аналогичные случаи, связанные с особенностями субстратов и строения раковины при совместном обитании клаузилиид, рассматривались ранее (Байдашников, 2005). Следовательно, высокое окончание нижней пластинки (на париетальной стороне устья) у рода *Vestia* и не характерное для остальных родов Baleinae (Nordsieck, 1979) представляет одно из направлений строения раковины, способствующих распределению субстратов среди совместно обитающих представителей Clausiliidae.

Выводы

Внутривидовая изменчивость *Vestia turgida, V. gulo* и *V. elata* обусловливается наличием и отсутствием скальных субстратов, а также особенностями климата и состава лесов на территории от Украинских Карпат до Подольской возвышен-

[6] Длина лопасти клаузилия составляет 0,11—0,17 высоты раковины *Vestia turgida* при 9,5—13,0 оборотах (неопубликованные данные автора). Такая же длина лопасти (0,11—0,15 высоты раковины), но при 11,0—15,0 оборотах наблюдается у вида *Mentissa gracilicosta* (Байдашников, 2003 а), отличающегося от рода *Vestia* окончанием нижней пластинки на колумеллярной стороне устья и гораздо более узковеретеновидной формой, характеризуемой соотношением ВР/ШР (Байдашников, 2006).

ности. Наличие и отсутствие скальных субстратов влияет, главным образом, на количество оборотов и форму раковины, а особенности климата — на все параметры раковины.

Количество оборотов, соотношение ВР/ШР, высота и ширина раковины варьирует больше у эвритопных видов *V. turgida* и *V. elata,* чем у стенотопного вида *V. gulo*.

Количество ребер в 1 мм одного верхнего и предпоследнего оборотов раковины зависит не только от климата отдельной местности на территории от Украинских Карпат до Подольской возвышенности, но и частично от строения раковины, связанного с изменением остальных ее параметров и межвидовыми отличиями степени их вариабельности.

Размер раковины *V. turgida* (ее высота и ширина) наиболее варьирует на территории от Украинских Карпат до Подольской возвышенности. Максимальный ее размер в окр. Верхнетисенской котловины Закарпатской обл. приобретает подвидовое отличие (*V. turgida procera*), подтверждаемое биометрическим анализом.

Большее количество оборотов, значение соотношения ВР/ШР, высота и ширина раковины и шире диапазон их изменчивости у *V. turgida* по сравнению с *V. gulo* и, особенно, *V. elata* обусловлены межвидовыми отличиями обитания и строения раковины, способствующими биотопической и микробиотопической изоляции рассматриваемых видов.

Меньшее количество оборотов и значение соотношения ВР/ШР в диапазоне изменчивости рассматриваемых видов, чем у представителей других родов, связано с отличием строения раковины рода *Vestia,* способствующим распределению субстратов при совместном обитании с клаузилиидами иных родов.

Андриенко Т. Л., Блюм О. Б., Вассер С. П. и др. Природа Украинской ССР. Растительный мир. — Киев : Наук. думка, 1985. — 208 с.

Атлас Украинской ССР и Молдавской ССР. — М. : Гл. упр. геодезии и картографии при Совмине СССР, 1983.

Бабиченко В. Н., Барабаш М. Б., Логинов К. Т. и др. Природа Украинской ССР. Климат — Киев : Наук. думка, 1984. — 232 с.

Байдашников А. А. Наземные моллюски Закарпатской области и их распространение по основным ландшафтам и растительным сообществам // Тр. ЗИН АН СССР. — 1985. — 1**35.** — С. 44—66.

Байдашников А. А. Вертикальное распределение наземных моллюсков Украинских Карпат // Вестн. зоологии. — 1989. — № 5 — С. 55—59.

Байдашников А. А. Наземная малакофауна Украинского Полесья. Сообщение 2. Формирование современных малакокомплексов // Вестн. зоологии. — 1996. — № 3. — С. 13—19.

Байдашников А. А. Наземные моллюски (Gastropoda, Pulmonata) заказника Переладино (Подольская возвышенность) // Вестн. зоологии. — 2000. — **34**, № 6. — С. 99—100.

Байдашников А. А. Наземные моллюски (Gastropoda, Pulmonata) заповедника «Медоборы» (Подольская возвышенность) // Вестн. зоологии. — 2002. — **36**, № 2. — С. 73—76.

Байдашников А. А. Морфологическая связь замыкательного аппарата с формой раковины Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) // Вестн. зоологии. — 2003 а. — **37**, № 1. — С. 61—78.

Байдашников А. А. Морфологические предпосылки стенобионтности Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) // Вестн. зоологии. — 2003 б. — **37**, № 6. — С. 49—63.

Байдашников А. А. Внутривидовая изменчивость у некоторых видов Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) под влиянием условий обитания // Вестн. зоологии. — 2005. — **39**, № 5. — С. 37—47.

Байдашников А. А. Изменчивость наземных моллюсков крымского рода Mentissa (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) // Вестн. зоологии. — 2006. — **40**, № 4. — С. 297—310.

Кантор Ю. И., Сысоев А. В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. — М. : Т-во науч. изд. KMK, 2005. — 627 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Лихарев И. М. Клаузилииды (Clausiliidae). — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. — 318 с. — (Фауна СССР. Моллюски; Т. 3, вып. 4).

Сверлова Н. В. Наукові колекції Державного природознавчого музею. Наземні молюски. — Львів, 2004. — 200 с.

Abraszewska-Kowalczyk A., Sulikowska A. Morphometric comparison of Vestia elata (Rossmassler, 1836) (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae) from the Świętokrzyskie MTS and Carpathians // Folia malacologica. — 1998. — **6.** — P. 7—13.

Grossu A. V. Gastropoda Romaniae. Ordo Stylommatophora. 3. Suprafamiliile Clausiliacea și Achatinacea. — București, 1981. — 269 p.
Kerney M. P., Cameron R. A. D., Jungbluth J. H. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. — Hamburg ; Berlin : Parrey, 1983. — 384 S.
Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XXI. Das System der Clausilien, II: Die rezenten europäischen Clausilien // Archiv für Molluskenkunde. — 1979. — **109** (4—6). — S. 249—275.
Sulikowska-Drozd A. Shell variability Vestia turgida (Rossmassler, 1836) (Gastropoda, Clausiliidae) along an altitudinal gradient // Folia malacologica. — 2001. — **9** (2). — P. 73—81.
Sulikowska-Drozd A. Distribution and habitat preferences of Clausiliids (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae) in the eastern part of the polish Carpathians // Folia malacologica. — 2005. — **13** (2). — P. 49—94.